

INTRODUCTION

Lors de nos études sur les *Callitriches* australiennes, nous avons trouvé, chez 3 espèces terrestres, des caractères floraux très différents de ceux que possèdent les autres espèces du genre étudiées par nous jusqu'à ce jour. Il s'agit de *Callitriche capricorni* Mason, *C. muelleri* Sonder et *C. sonderi* Hegelm. Ces trois *Callitriches* se trouvent en Australie orientale ; *C. muelleri* est, en outre, répandu dans quelques îles à l'est de l'Australie (MASON, 1959 ; SCHOTSMAN, études d'herbier).

Hormis quelques observations importantes de COLENZO, les descriptions de *C. muelleri* (SONDER, 1856 ; HEGELMAIER, 1864 : sous le binôme *C. macropteryx* ; COLENZO, 1888 : sous le binôme *C. microphylla*) donnent très peu de détails sur les caractères floraux ; ceci vaut également pour les descriptions publiées plus récemment dans des articles ou dans des flores (CHEESEMAN, 1906 ; ALLAN, 1961 ; MASON, 1959 ; ASTON, 1973 ; ORCHARD, 1980).

La plupart des auteurs ont observé que la fleur mâle et la fleur femelle se trouvent ensemble dans une aisselle foliaire ; ALLAN ajoute : « on very short peduncles », mais aucun ne précise cette disposition. D'après SONDER, les bractéoles font défaut. COLENZO est le seul qui ait remarqué la forme inhabituelle de l'anthere : « anther sub-trilobed ». Cet auteur nota aussi que les stigmates de *C. muelleri*, « short and obtuse », diffèrent des stigmates très longs « acuminate and acute » d'autres espèces du genre.

Le pollen a été étudié par MASON (1959) et par MOAR (1960).

Les descriptions de *C. sonderi* (HEGELMAIER, 1867 ; MASON, 1959 ; ASTON, 1973) et de *C. capricorni* (MASON, 1959 ; ASTON, 1973) donnent, elles aussi, peu d'informations sur les caractères floraux. MASON ainsi que ASTON mentionnent seulement la longueur très réduite des stigmates et la présence des bractéoles.

Notons enfin que, à notre connaissance, aucun auteur ne fait allusion au développement de l'anthere, à sa déhiscence et au mode de pollinisation.

Pour essayer de comprendre le mécanisme de la pollinisation chez les trois espèces, il était nécessaire de connaître en détail le développement des fleurs mâles et des fleurs femelles et de savoir où se situe, au moment de la déhiscence de l'anthere, la fente de l'ouverture par rapport aux stigmates. Dans ce but, nous avons étudié, surtout chez *C. muelleri*, des séries de fleurs depuis un stade très jeune jusqu'au stade correspondant à l'anthere complètement vidée.

Par ailleurs, nous nous sommes demandée s'il existe d'autres *Callitriches* terrestres possédant des caractères floraux voisins de ceux des 3 espèces australiennes. Pour répondre à cette question, nous avons examiné des fleurs de plusieurs espèces provenant de diverses parties du Monde. Lors de cette étude, il s'est avéré que *C. cycloptera* Schotsm. (SCHOTSMAN, 1985), provenant de Papoua-Nouvelle-Guinée, offre un intérêt particulier. Pour cette raison, nous avons incorporé, dans le présent article, les résultats de nos observations sur le mode de la pollinisation de cette espèce.

Les principaux sujets traités sont les suivants :

a) Pour *C. muelleri*, *C. sonderi*, *C. capricorni* :

- disposition de la fleur mâle par rapport à la fleur femelle ; trajet des faisceaux floraux ;
- fleur mâle : développement de l'anthere et orientation par rapport aux stigmates ; position des valves après la déhiscence ;
- fleur femelle : caractères morphologiques du pédoncule (*C. muelleri*), développement et orientation des stigmates ;
- pollinisation : mécanisme, nombre de grains de pollen sur les stigmates ;
- pourcentage de méricarpes développés (*C. muelleri*, *C. sonderi*).

b) Pour *C. cycloptera* :

- fleur mâle : morphologie de l'anthere ; orientation de l'anthere par rapport aux stigmates au moment de la déhiscence ; position des valves après la déhiscence ;
- mécanisme de la pollinisation.

L'ensemble des résultats sont ensuite commentés.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

N'ayant pas de plantes vivantes florifères à notre disposition, nous avons effectué l'étude sur du matériel d'herbier. Grâce à la faible dimension des fleurs et la longueur très réduite de l'étamine et des stigmates, les parties florales restent en bonne position et ne se brisent pas.

1. *C. muelleri* Sonder

MacKee 9858, 12624, 13347, Nouvelle-Calédonie, P.

De beaux échantillons, soigneusement séchés, nous ont permis de faire des observations sur plusieurs séries complètes de stades successifs du développement floral et d'étudier la position de l'anthere par rapport aux stigmates avant, pendant et après la pollinisation.

Nombre de fleurs examinées ca. 75. Pour ne pas abîmer trop de matériel, nous avons estimé, sur le matériel sec, le nombre de fruits développés et non développés, correspondant à 330.

Les résultats de l'étude des caractères floraux ont été vérifiés sur plusieurs échantillons de provenance australienne. Quelques anomalies florales ont été étudiées, notamment sur l'échantillon « Myall River, Bulladelah, 9 — 1924 » (MEL).

Étant donné que *C. capricorni* et *C. sonderi* montrent plusieurs aspects analogues à ceux de *C. muelleri*, nous avons noté, pour ces deux espèces, surtout les caractères et les dispositions des fleurs par lesquels elles se distinguent de *C. muelleri*.

2. *C. capricorni* Mason

Bailey s.n., 1874 (BRI 000151), holotype. Espèce très rare.

Nous avons fait quelques préparations des fleurs présentes dans un sachet accompagnant le matériel (ca. 10 fleurs de différents âges). Pour conserver intacts les échantillons précieux, nous avons effectué une estimation des fruits développés et non développés sur le matériel sec, correspondant à 75.

3. *C. sonderi* Hegelm.

Matériel peu abondant. Nous avons examiné notamment les échantillons suivants : *Packe s.n.*, 1949 (MEL 15182) ; *Pike s.n.*, 1973, Queensland Hb. (BRI 164625) ; *Eichler* 12328, 1956 (AD 95708098).

4. *C. cycloptera* Schotsm.

Veldkamp & Stevens s.n., 1972 (L 301101) ; *Veldkamp & Stevens 5594*, 1972 (L 249923). Espèce très rare ; matériel peu abondant. Pour la description de cette espèce et de ses localités (Papoua-Nouvelle-Guinée), voir SCHOTSMAN (1985).

Collections d'Herbier

Les collections suivantes ont été consultées : AD ; BRI ; CANB ; HO ; K ; KIRSTENBOSCH ; L ; MEL ; NH ; NSW ; P ; PERTH. (Abréviations d'après : Index Herbariorum, part I, The Herbaria of the World. Ed. 7, 1981).

Méthodes

Fleurs et jeunes fruits ont été colorés au carmin et au vert d'iode. La même coloration a été utilisée pour rendre visible le trajet des faisceaux caulinaires, foliaires et floraux. Les préparations entre lame et lamelle ont un inconvénient : les complexes floraux se placent le plus souvent tous dans la même position, de sorte qu'on les voit seulement de côté. Pour mieux comprendre notamment la disposition de l'anthère par rapport aux stigmates nous avons aussi étudié les complexes floraux placés dans la glycérine ou dans un mélange de glycérine-gélatine plus ou moins liquide ; ceci nous a permis de les manipuler, de les observer et de les dessiner sous tous les angles.

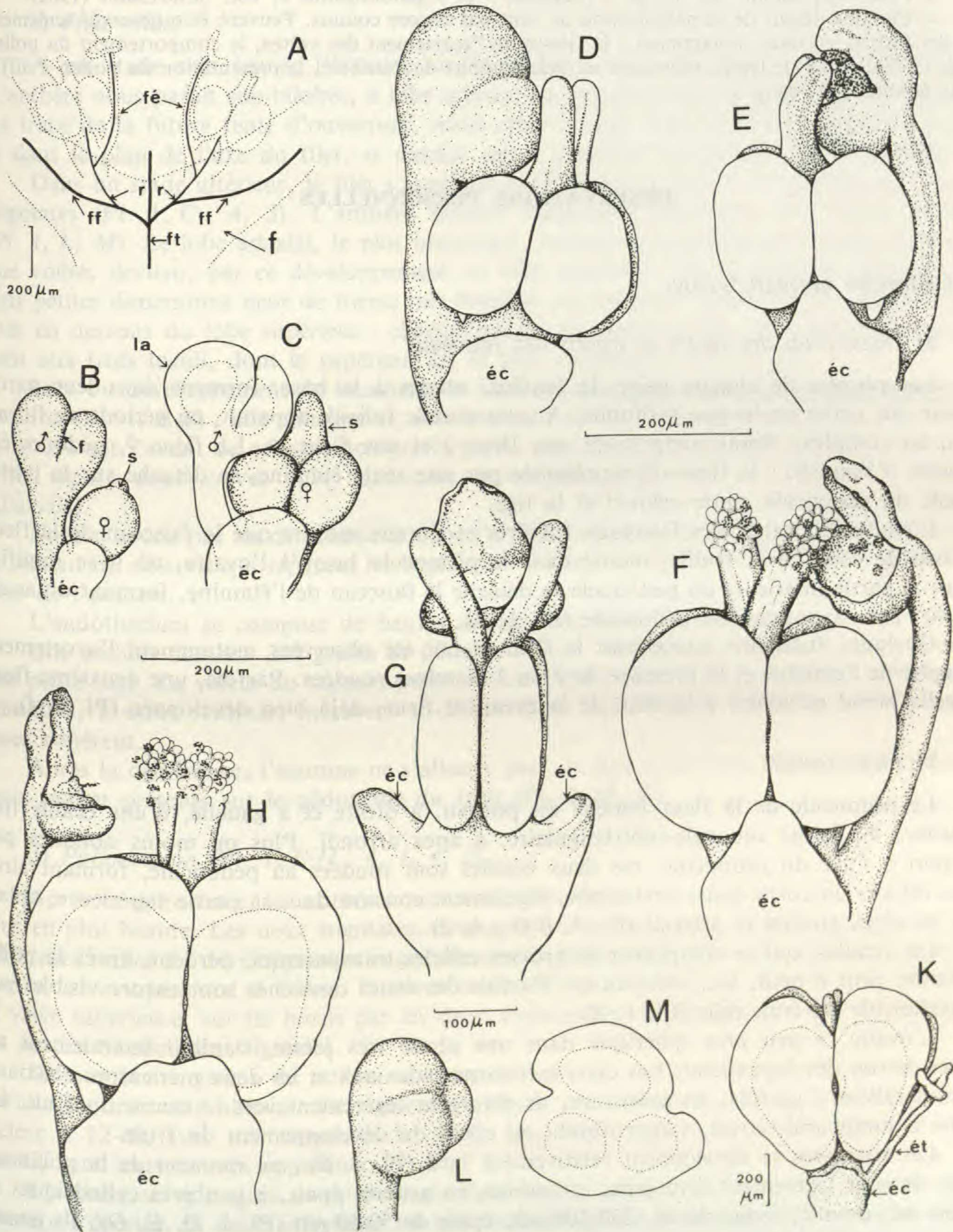
Les aires de distribution de *C. sonderi*, *C. muelleri* et *C. capricorni* ont été délimitées d'après les données publiées par MASON (1959), ASTON (1973), ORCHARD (1980) et d'après nos études d'herbier.

Remarques

— L'ancienne sous-division du genre en 3 sections soulève actuellement de sérieux problèmes. Pour cette raison, nous n'avons pas adopté la section *Micro-Callitriche* de FASSETT (1951) dans laquelle cet auteur avait réuni des espèces terrestres d'Amérique. Nous considérons ici comme « espèces terrestres » celles qui vivent sur du sol plus ou moins humide, à port gazonnant et à feuilles de petites dimensions dont la forme est peu variable. Même si certaines espèces subissent parfois des inondations, elles ne présentent pas de feuilles linéaires ou de rosettes flottantes pendant cette période d'immersion ; elles ne montrent donc jamais la plasticité végétative connue chez des espèces amphibies (SCHOTSMAN, 1967), chez *C. lusitanica* (SCHOTSMAN, 1982) et *C. lenisulca* (SCHOTSMAN & ANDREAS, 1974). Ce groupe d'espèces ne représente pas une section ou une autre entité taxonomique conformément à l'Art. 4 du Code Int. de la Nomenclature Botanique, 1983.

— On peut concevoir le complexe floral, présent à l'aisselle foliaire, de différentes façons. En l'état actuel de nos connaissances, il nous paraît le plus probable que c'est la fleur femelle, pédonculée, qui prend naissance à l'aisselle et que l'étamine se détache dans la partie basale du pédoncule sur le côté adaxial de celui-ci. Ce point de vue est donc adopté dans cet article.

Pl. 1. — *Callitriche muelleri* (MacKee 12624, P) : **A**, trajet des faisceaux (en trait plein) dans une paire de feuilles florifères ; au centre, faisceau de la tige (ft) ; en bas, à droite et à gauche, faisceaux foliaires (ff) et ramifications vers les ovaires (r) ; sur le faisceau de chaque fleur ♀ se détache celui d'une étamine (fé) ; en pointillé, bases soudées des deux feuilles (f) et les fleurs ; ramifications dans l'ovaire non représentées. — **B-K**, série des stades successifs du développement floral. **B**, stade très jeune ; l'étamine (à gauche) se détache sur le pédoncule de la fleur ♀ ; apparition des stigmates (s) ; trace de la fente (f) de l'ouverture de l'anthère encore dans le plan du filet ; éc : écaille ; vue latérale ; **C**, stade plus avancé ; deux loges de l'anthère (en pointillé) visibles par transparence ; lobe adaxial (la) de l'anthère se développant en casque voûté et devenant le lobe supérieur ; stigmates appliqués aux lobes inférieurs ; vue latérale ; **D**, stade précédent de peu la pollinisation ; casque du lobe supérieur très développé, fente de déhiscence proche des 2 stigmates ; vue latérale ; **E**, déhiscence de l'anthère, séparant les 2 valves ; pollinisation ; stigmates courbés en arrière ; vue latérale ; **F**, stade suivant la pollinisation ; valves largement écartées ; vue latérale ; **G**, *ibid.* ; anthère vide ; noter le corps à peu près naviculaire formé par le pédoncule et les 2 écailles (éc) ; vue de face ; **H**, stade plus avancé que le stade F ; stigmates dressés, divergents ; fruit en développement ; vue latérale ; **K**, jeune fruit ; restes des stigmates ; sur le pédoncule : l'étamine (ét) et reste de l'écaille (éc) desséchés ; vue latérale ; **L**, anthère trilobée ; **M**, les 3 loges de l'anthère, visibles par transparence ; vue de face. Figures D, E et G : papilles non représentées.



- Pour l'explication des termes « columelle » et « géitonogamie », voir SCHOTSMAN (1982).
- Certains détails de la pollinisation ne sont pas encore connus. Peuvent être observés seulement sur des plantes vivantes, notamment : la vitesse de l'écartement des valves, le comportement du pollen après la déhiscence, le temps nécessaire au vide complet de l'anthere, la présentation du pollen à différents niveaux (air, eau), ...

OBSERVATIONS PERSONNELLES

1. *Callitriche muelleri* Sonder

a) *Disposition des fleurs et trajets des faisceaux*

Les pétioles de chaque paire de feuilles, soudés à la base, forment dans leur partie basale une petite poche peu profonde. A cette aisselle foliaire apparaît, en période de floraison, un complexe floral comprenant une fleur ♀ et une fleur ♂. La fleur ♀, pédonculée, s'insère à l'aisselle ; la fleur ♂, représentée par une seule étamine, se détache sur la partie basale du pédoncule, entre celui-ci et la tige.

L'étude des trajets des faisceaux foliaires et floraux montre que le faisceau de la fleur ♀, issu de celui de la feuille, monte dans le pédoncule jusqu'à l'ovaire, où il se ramifie. Dans la partie inférieure du pédoncule se détache le faisceau de l'étamine, formant un angle de 40° env. avec celui du pédoncule (Pl. 1, A).

Quelques anomalies concernant la fleur ♂ ont été observées, notamment l'avortement complet de l'étamine et la présence de 2 ou 3 étamines soudées. Parfois, une deuxième fleur femelle prend naissance à la base de la première fleur, déjà bien développée (Pl. 4, I).

b) *Fleur femelle*

Le pédoncule de la fleur femelle est pourvu, à droite et à gauche, d'une écaille très charnue, de forme subovale-subtriangulaire, à apex arrondi. Plus ou moins obliques par rapport à l'axe du pédoncule, ces deux écailles sont soudées au pédoncule, formant ainsi avec celui-ci un corps quasi naviculaire, légèrement concave dans sa partie supérieure, aplati sur les côtés abaxial et adaxial (Pl. 1, B-G ; 4, 2).

Les écailles, qui se composent de grosses cellules transparentes, perdent, après la pollinisation, petit à petit, leur consistance. Parfois des restes desséchés sont encore visibles sur le pédoncule du fruit mûr (Pl. 1, K).

L'ovaire, à peu près sphérique dans une phase très jeune, s'aplatit latéralement au cours de son développement. Les deux méricarpes adaxiaux et les deux méricarpes abaxiaux sont parallèles ; parfois, en mûrissant, ils divergent légèrement vers le centre du fruit. Le sillon commissural, étroit, s'approfondit au cours du développement du fruit.

Les stigmates se développent relativement tard (Pl. 1, B) ; au moment de la pollinisation, ils sont légèrement divergents et courbés en arrière, épais, à peu près cylindriques et obtus au sommet, longs de ca. 250-300 µm, épais de 50-60 µm (Pl. 1, D, E, G). Ils possèdent, surtout dans leur partie supérieure, de grosses papilles. Le faisceau de chaque stigmate se termine à peu près aux 2/3 de sa longueur.

c) *Fleur mâle*

A un stade très jeune, l'étamine, à filet court, est à peu près dressée (Pl. 1, B). L'anthère nous paraît sub-bilobée, à lobe adaxial un peu plus important que le lobe abaxial. La trace de la future fente d'ouverture, située dans le plan transversal par rapport à la tige et dans le plan de l'axe du filet, se dessine sur le pourtour en passant par le sommet.

Dans un stade ultérieur, le filet s'applique étroitement à l'ovaire et l'anthère aux jeunes stigmates (Pl. 1, C ; 4, 3). L'anthère montre maintenant nettement une forme trilobée (Pl. 1, L, M). Le lobe adaxial, le plus important, prenant graduellement la forme d'un casque voûté, devient, par ce développement, le lobe supérieur. Les deux lobes abaxiaux, de plus petites dimensions mais de forme très bombée, se trouvent l'un à côté de l'autre, à peu près en dessous du lobe supérieur ; chacun touche un stigmate. Les trois lobes correspondent aux trois loculi, dont le supérieur est le plus volumineux (Pl. 1, M).

Lors du développement de l'anthère, la ligne de la future fente change petit à petit de position (Pl. 1, B-E) ; elle s'incline et, à la maturité de l'anthère, juste avant la déhiscence, se trouve sur l'avant de celle-ci, derrière la partie supérieure des stigmates. A l'ouverture, la fente sépare deux valves : la supérieure, monolobée (adaxiale) et l'inférieure, bilobée (abaxiale).

Nous n'avons pas vu de columelle dans l'anthère ouverte (Pl. 1, F, G) ; quelques restes seulement de cloisons qui séparent les loges sont visibles. Le faisceau du filet se termine à la base de l'anthère.

L'endothécium se compose de hautes cellules pourvues d'épaississements.

Une anthère contient 200 grains de pollen environ : 80-100 dans la grande loge, 50 dans une petite loge. La valeur du rapport pollen/ovule s'élève donc à 50. Les grains, sphériques, jaunâtres, à exine sculptée, mesurent 15-20 μm (voir aussi MOAR, 1960). Le pollen paraît assez cohérent.

Après la déhiscence, l'étamine ne s'allonge pas ; le filet et les deux valves se dessèchent, mais restent présents sur le pédoncule du fruit (Pl. 1, H, K).

d) *Pollinisation* (Pl. 1, E-H ; 4, 1, 4, 5).

Après la déhiscence, les anthères montrent, lors des stades suivants, une ouverture de plus en plus béante. Les deux stigmates, divergents, sont légèrement courbés en arrière. Les différents stades du développement suggèrent que la masse de pollen sort au fur et à mesure que la valve supérieure se dresse. Pendant ce processus, le pollen est entouré : en haut par la valve supérieure, sur les bords par les deux stigmates et en bas par la valve inférieure et les parties basales des stigmates.

De nombreux grains de pollen adhèrent aux parties papilleuses des stigmates, même parfois sur leur côté abaxial. Le nombre de grains par stigmate (compté après coloration) s'élève à 12-40, avec une moyenne de 20-30. Des tubes polliniques, entrés dans les stigmates, sont souvent très apparents.

L'anthère se vide quasi complètement. A ce stade, après la pollinisation, la valve supérieure est dressée, la valve inférieure un peu inclinée vers le bas, et le filet s'est insensiblement éloigné de l'ovaire. Sur le jeune fruit, les stigmates, tout en restant divergents, ne sont plus courbés en arrière mais se trouvent dans le plan transversal du fruit.

e) *Estimation du rendement*

Comptages sur échantillons à sec (voir Matériel et méthodes) :

- Nombre de fruits bien développés et non développés : 330
- Nombre potentiel de méricarpes : 1320
- Nombre de méricarpes développés : 1100
- Pourcentage de méricarpes développés : 83,3

2. *Callitriche sonderi* Hegelm.

a) *Disposition des fleurs et trajets des faisceaux*

Semblables à ceux de *C. muelleri*.

b) *Fleur femelle*

Pédoncule muni de deux bractéoles membraneuses, blanches (Pl. 2, A, B ; 3, I). Stigmates, vus de côté (avant le développement des papilles), oblongs, à partie basale en coin, ultérieurement à peu près cylindriques, graduellement rétrécis vers le sommet obtus, lors de la pollinisation recourbés en arrière, longs de 250-300 μm . Papilles volumineuses. Faisceau du stigmate se terminant à 1/3 ou 1/2 de la longueur du stigmate. Après la pollinisation, les stigmates restent parfois courbés ou réfléchis en arrière et peuvent s'allonger jusqu'à 400 μm .

c) *Fleur mâle*

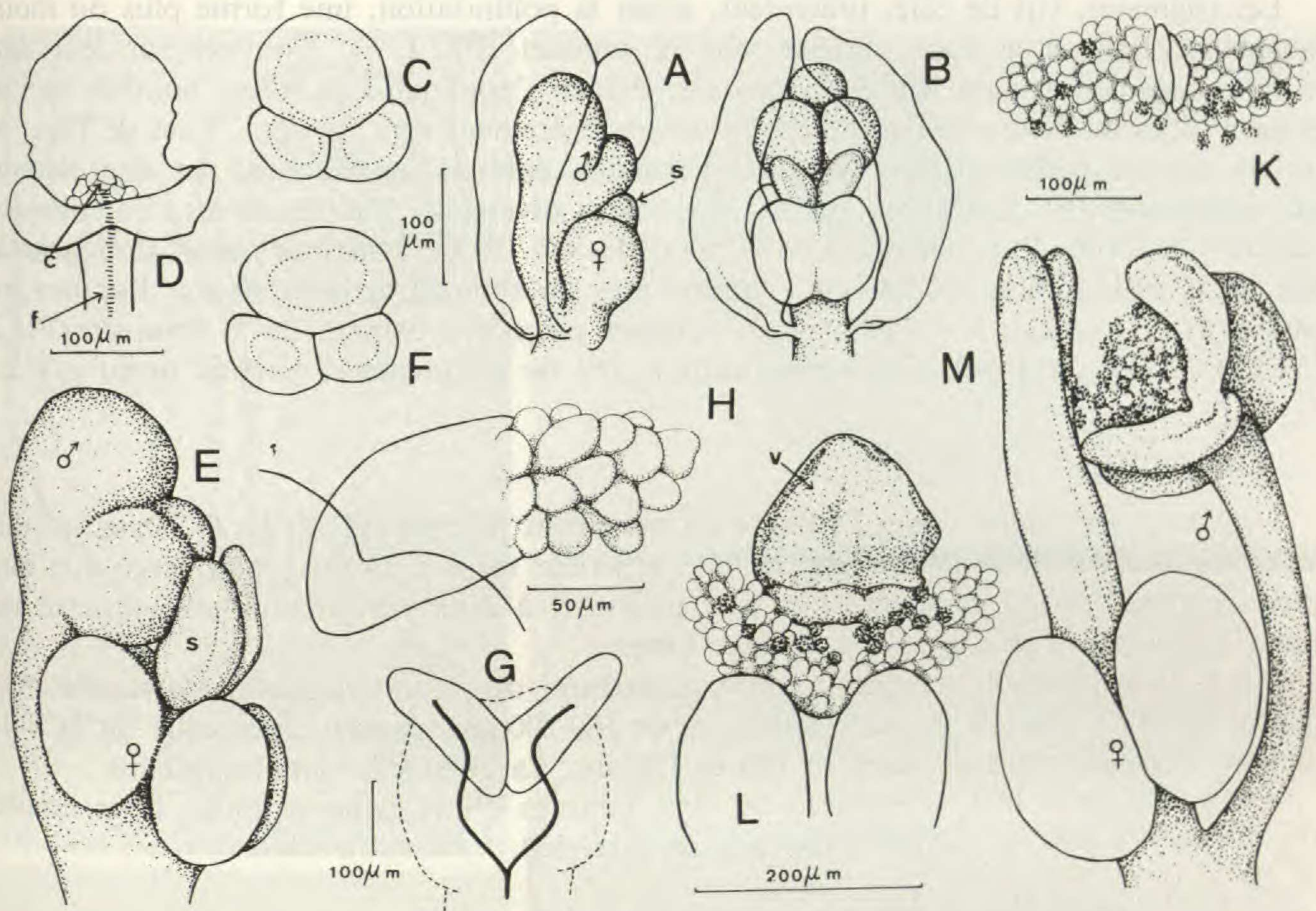
Anthère très jeune déjà trilobée (Pl. 2, B, C ; 3, I) ; lobes, à ce stade, de dimensions peu différentes. Après la déhiscence : valve inférieure large de 180 μm ; valve supérieure large de 120-140 μm , haute de 120 μm . Position de l'anthère par rapport aux stigmates semblable à celle de *C. muelleri*. Ouverture de l'anthère et position des valves après la déhiscence analogues à celles de *C. muelleri*.

Le filet se termine à l'intérieur de l'anthère par une columelle (voir SCHOTSMAN, 1982) bien visible, même après la déhiscence (Pl. 2, D). Cette columelle, vue d'en haut circulaire, est de très faible hauteur ; elle se compose de cellules transparentes et assez volumineuses. L'extrémité du faisceau de l'étamine se trouve dans la columelle.

Grains de pollen déjà formés dans de très jeunes anthères, jaunâtres, à exine sculptée. Nombre par anthère ca. 100. La valeur du rapport pollen/ovule s'élève donc à 25.

d) *Pollinisation* (Pl. 3, 2).

Semblable à celle de *C. muelleri*, mais les stigmates sont un peu plus longs et plus courbés en arrière. Nombre total de grains de pollen présents sur les deux stigmates d'une fleur : entre 4 et 23 (comptage sur 9 fleurs). Plusieurs tubes polliniques visibles.



Pl. 2. — **Callitriche sonderi** (Packe s.n., 1949, MEL) : A, complexe floral très jeune, comprenant 1 fleur ♀ et 1 fleur ♂ entre 2 bractéoles membraneuses ; début du développement des stigmates (s) ; vue latérale ; B, stade ultérieur ; vue de face ; C, anthère trilobée, les 3 loges visibles par transparence ; vue de face ; D, anthère vide, à columelle (c) de faible hauteur ; trajet du faisceau (f) du filet se terminant dans la columelle ; vue de face. — **C. capricorni** (holotype, BRI) : E, stade précédant de peu la pollinisation ; complexe floral comprenant 1 fleur ♂ et 1 fleur ♀ ; anthère trilobée, à fente de déhiscence déjà à peu près horizontale ; stigmates (s) en développement, appliqués aux lobes de la valve inférieure de l'anthère ; papilles pas encore développés ; noter la position oblique de l'ovaire ; bractéoles non représentées ; vue latérale ; F, anthère trilobée, les 3 loges visibles par transparence ; vue de face ; G, moitié adaxiale d'un jeune ovaire (en pointillé) avec les 2 stigmates et les trajets de leurs faisceaux ; parties basales des faces internes des stigmates en contact ; vue par la face interne ; H, un stigmate ; papilles supérieures et pourtour supérieur de la moitié latérale de l'ovaire ; face adaxiale du stigmate au-dessous ; vue latérale ; I, stigmates et papilles après la pollinisation ; quelques grains de pollen ; vue d'en haut ; L, position de l'anthère vide et des 2 stigmates après la pollinisation ; valve supérieure (v) dressée ; quelques grains de pollen ; vue de face. — **C. cycloptera** (Veldkamp & Stevens 5594, L) : M, complexe florale comprenant 1 fleur ♀ et 1 fleur ♂ au moment de la pollinisation ; papilles non représentées ; vue latérale.

3. *Callitriche capricorni* Mason

a) *Disposition des fleurs et trajets des faisceaux*

Semblables à ceux de *C. muelleri*.

b) *Fleur femelle*

Le pédoncule porte, à droite et à gauche, une bractéole mince et blanchâtre, composée de cellules à parois ondulées.

Les stigmates, vus de côté, présentent, avant la pollinisation, une forme plus ou moins triangulaire, large à la base, rétrécie vers le sommet (Pl. 2, E). Convexe sur leur face abaxiale, mais concave sur leur face adaxiale, chacun s'applique à la forme bombée de l'un des deux lobes inférieurs de l'anthère, s'orientant légèrement vers l'arrière. Vues de face, on constate que les parties basales des deux stigmates, épaisses, se touchent sur une distance assez importante (Pl. 2, G) ; les parties supérieures divergent. Vus de dessus, les stigmates présentent la forme d'une langue, à côtés parallèles (Pl. 2, K), à surface plane. Longueur au stade de la pollinisation 200-220 μm ; largeur près du sommet arrondi 90 μm . Papilles très volumineuses, couvrant les stigmates du sommet jusqu'à proximité de la jointure (Pl. 2, H, K). Faisceau du stigmate montant jusqu'à 1/2 de la longueur, parfois jusqu'aux 2/3 (Pl. 2, G).

c) Fleur mâle

Déjà à un très jeune stade, l'anthère est nettement trilobée (Pl. 2, E, F). Dans le stade proche du moment de la déhiscence, le lobe supérieur est, vu de face, plus large que haut (respectivement 140 μm et 90 μm) ; le lobe inférieur, à deux parties bombées, montre une largeur à peu près égale à celle de l'autre lobe.

Après la déhiscence, lorsque la valve supérieure, de forme triangulaire arrondie, s'est dressée, la largeur basale de cette valve est de 180-200 μm , égalant ainsi celle de la valve inférieure ; sa hauteur mesure entre 100 et 120 μm . La columelle semble absente.

Les grains de pollen, subsphériques, sont pourvus d'une exine sculptée. Leur nombre par anthère n'a pas été compté (trop peu de matériel).

d) Pollinisation (Pl. 2, L).

Ressemble à celle de *C. muelleri*. La masse de pollen, libérée après la déhiscence, touche surtout les papilles du sommet des 2 stigmates et celles de leurs faces internes et assez planes (Pl. 2, H). Les stigmates ne restent pas courbés après la pollinisation.

e) Estimation du rendement

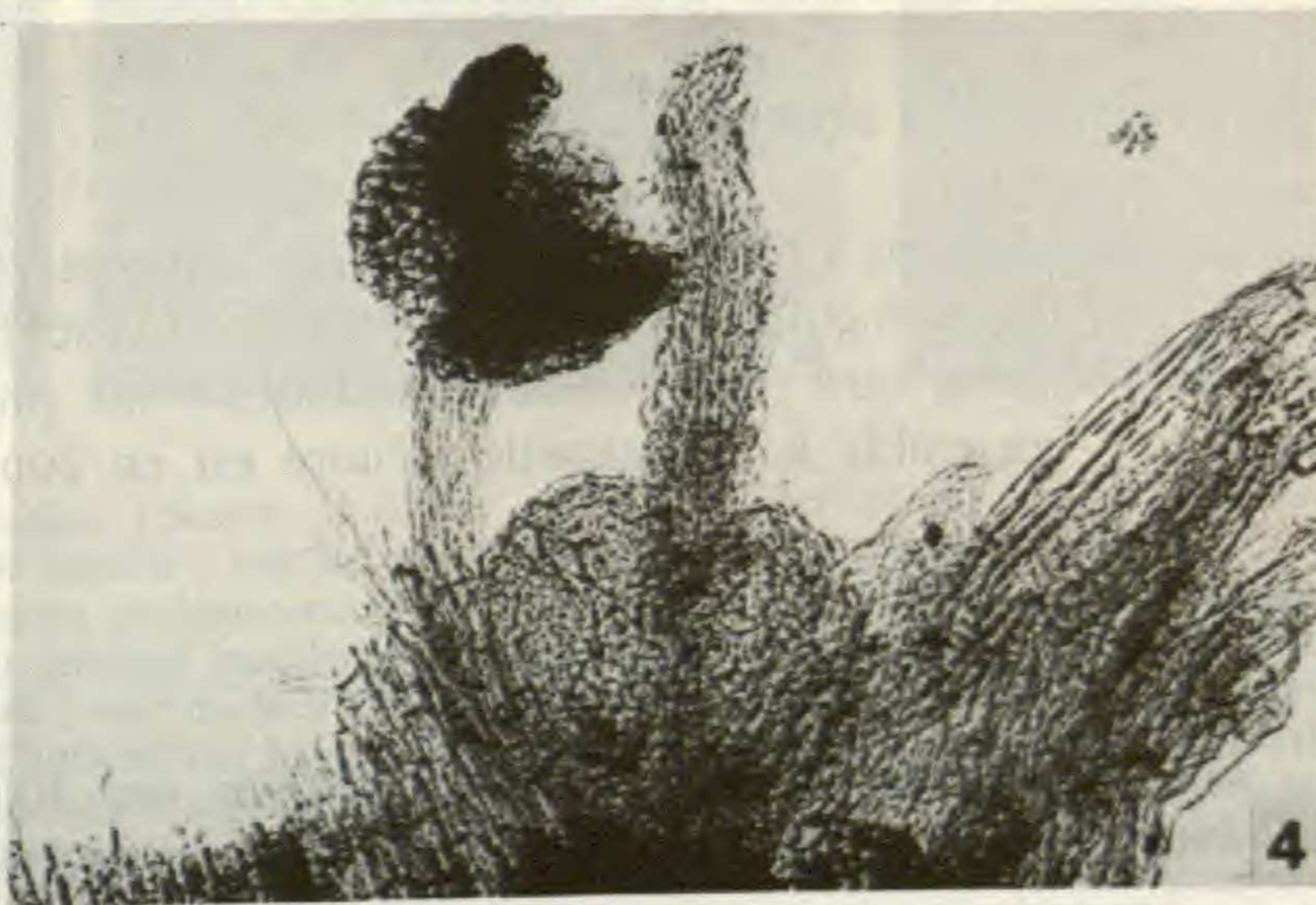
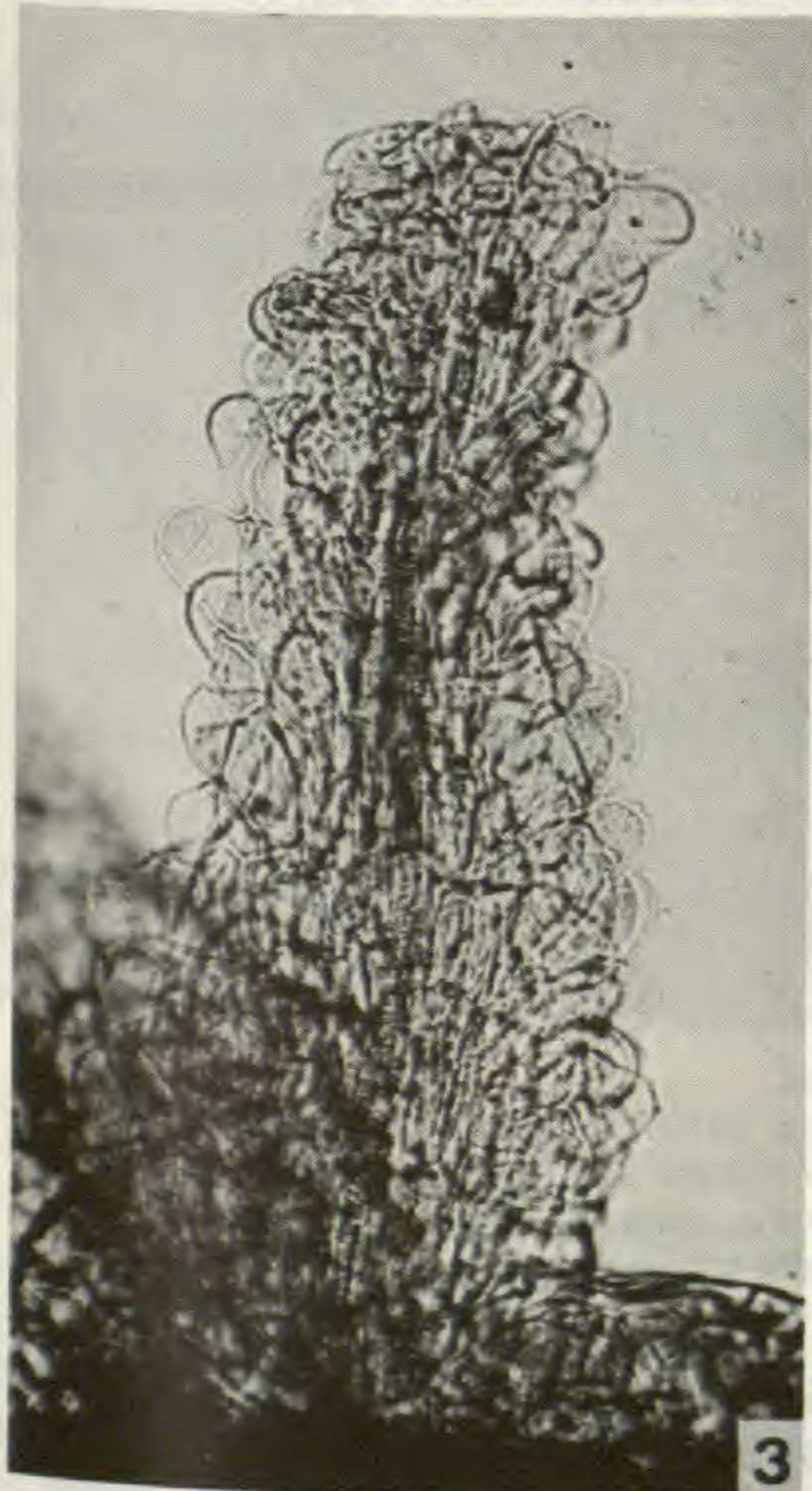
Comptages sur échantillons secs :

- Nombre de fruits réussis et non réussis : 75
- Nombre potentiel de méricarpes : 300
- Nombre de méricarpes réussis : 259
- Pourcentage de méricarpes réussis : 86,3

4. *Callitriche cycloptera* Schotsm.

Pour faciliter la comparaison des caractères floraux avec ceux des trois autres espèces, nous reprenons ci-dessous quelques caractères importants en ajoutant des précisions non publiées dans un article précédent (SCHOTSMAN, 1985).

Pl. 3. — *Callitriche sonderi* : 1, jeune stade de l'étamine ; anthère trilobée, les 3 loges contiennent du pollen ; à gauche, bractéole membraneuse ; vue de face ; 2, fin de la pollinisation ; anthère largement ouverte, à peu près vide ; stigmates encore inclinés en arrière vers l'anthère ; grains de pollen adhérant aux stigmates. — *C. cycloptera* : 3, stigmate à papilles volumineuses ; 4, pollinisation ; masse de pollen en contact avec les stigmates ; vue latérale.



a) *Disposition des fleurs*

La fleur femelle, pédonculée, prend naissance à l'aisselle foliaire ; l'étamine se détache dans la partie inférieure du pédoncule, sur le côté adaxial.

b) *Fleur femelle*

Stigmates au stade de la pollinisation à peu près cylindriques, insensiblement rétrécis vers le sommet arrondi, plus ou moins rapprochés, dressés ou très légèrement courbés en arrière, longs de 400 μm , larges de 80 μm au sommet. Papilles volumineuses, à peu près sur toute la longueur (Pl. 3, 3).

c) *Fleur mâle*

Étamine au moment de la déhiscence de l'anthère légèrement courbée vers l'avant, suivant à peu près la courbure de l'ovaire, sans s'appliquer sur celui-ci ou se loger dans le sillon ; il reste donc un petit espace entre l'ovaire et le filet. Filet long de 600 μm , large de 50-60 μm , élargi vers le sommet. L'anthère épaisse, est, vue de face, faiblement réniforme, large de 270 μm , haute de 200 μm , épaisse de 200 μm ; elle se compose de 4 loculi. La fente de déhiscence, située dans un plan transversal par rapport à la tige, suit le pourtour de l'anthère en passant par son sommet. Columelle insignifiante.

Le pollen nous paraît assez cohérent.

d) *Pollinisation* (Pl. 2, M ; 3, 4).

La courbure du filet de l'étamine est telle que, au moment de la déhiscence de l'anthère, la fente se trouve derrière les stigmates, un peu au-dessous de leur sommet. La masse de pollen, libérée entre les valves de plus en plus écartées, touche ainsi les stigmates. L'anthère se vide complètement. A ce stade, les 2 valves, très écartées, peuvent former entre elles un angle de 150-180°.

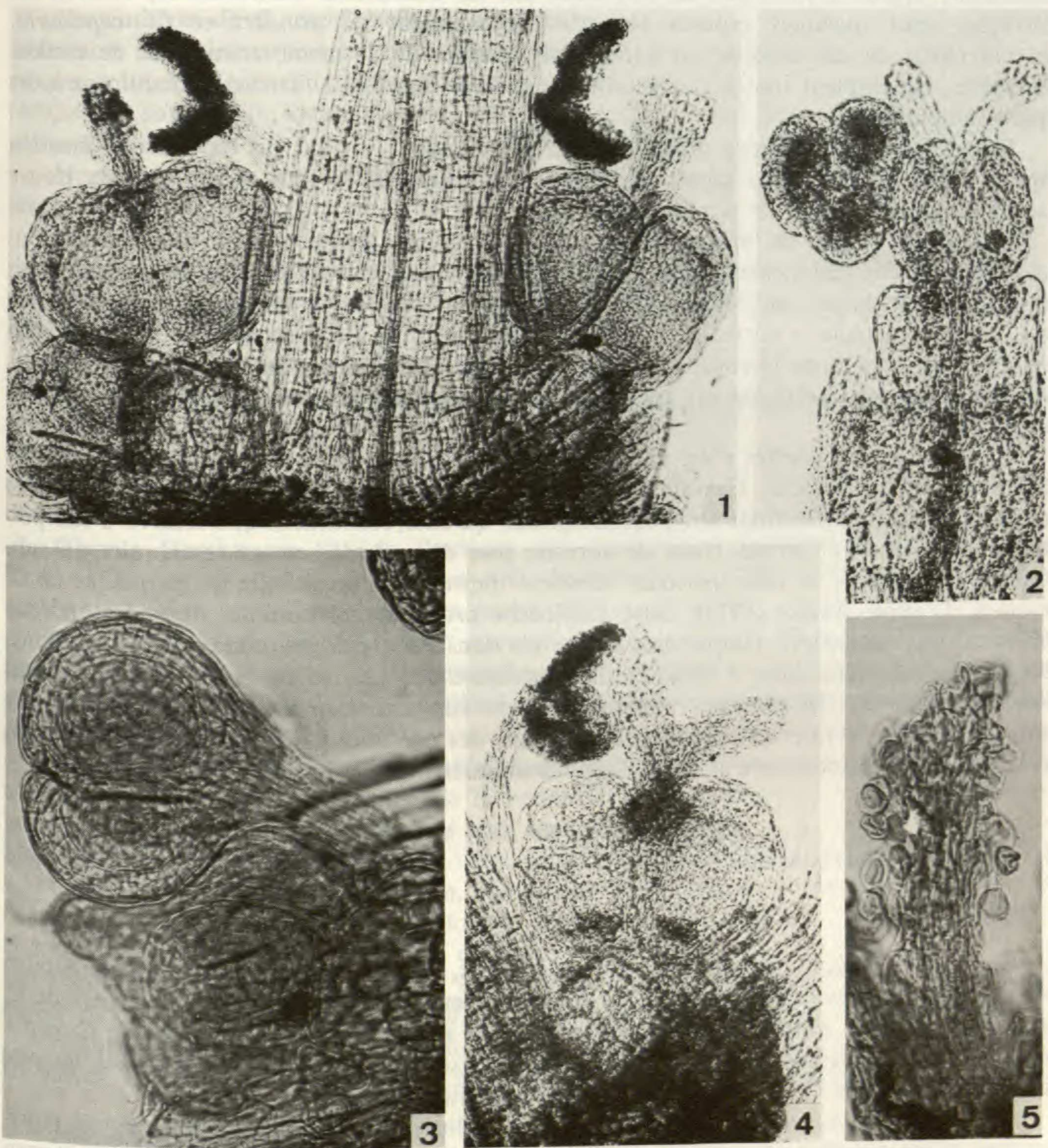
DISCUSSION

I. DISPOSITION DES FLEURS

Les dispositions florales, chez les quatre espèces étudiées, se ressemblent : l'étamine se détache sur le pédoncule de la fleur femelle et la vascularisation est identique. Cette disposition nous semble rare ; une étude comparative sur plusieurs espèces ayant une fleur ♂ et une fleur ♀ ensemble à une aisselle foliaire est en cours.

II. PÉDONCULE ET BRACTÉOLES

Les Callitriches terrestres ont été réunies par FASSETT (1951) dans la section *Micro-Callitriche*. L'auteur adopte, comme l'un des caractères distinctifs, l'absence de bractéoles.



Pl. 4. — *Callitriche muelleri* : 1, deux aisselles foliaires florifères après la pollinisation ; stigmates dressés, anthères à valves très écartées ; aisselle de gauche : une deuxième fleur ♀, plus jeune que la première, s'y est développée ; vue latérale ; 2, stade précédant la déhiscence de l'anthère ; étamine courbée de telle façon que l'anthère se trouve à côté de l'ovaire pour montrer les stigmates ; au-dessous de l'ovaire, à droite et à gauche, une écaille faisant corps avec le pédoncule ; vue de face ; 3, jeune stade du développement floral ; étamine appliquée à l'ovaire ; le lobe adaxial de l'anthère (en haut) commence à se développer ; stigmates encore très courts ; vue latérale ; 4, fin de la pollinisation ; anthère largement ouverte, à peu près vide ; l'un des stigmates encore incliné vers l'anthère ; vue latérale ; 5, partie supérieure du stigmate après la pollinisation ; plusieurs grains de pollen y adhèrent.

Cependant, MASON (1959), lors de son étude sur les Callitriches australiennes, observa des bractéoles chez quelques espèces terrestres, notamment *C. sonderi* et *C. capricorni*. Les bractéoles de ces espèces, en général au nombre de 2, membraneuses et de couleur blanchâtre, ressemblent tout à fait à celles de diverses autres Callitriches (notamment à des espèces amphibies).

En revanche, la présence d'écailles chez *C. muelleri* — dont on ne fait pas mention dans la littérature — nous paraît exceptionnelle : jusqu'à ce jour, nous n'avons trouvé aucune Callitriche ayant de tels organes.

Il pourrait s'agir de bractéoles transformées ; sur quelques fleurs anormales, nous avons trouvé des pédoncules pourvus de 2 petites « écailles », charnues elles aussi, mais beaucoup moins larges que celles des fleurs normales. Leur forme elliptique ressemble à peu près à une bractéole « normale », mais épaissie. D'après EICHLER (1878), les bractéoles prennent naissance dans la couche dermatogène. Une question se pose : les écailles ont-elles la même origine ? Une étude sur les premiers stades de développement serait donc souhaitable.

La fonction des écailles n'est pas claire. Sur le pédoncule des fruits mûrissants, elles ne laissent que peu de traces. Ce fait suggère la résorption du contenu de leurs cellules charnues lors de la fructification. On pourrait penser qu'elles constituent une réserve d'eau permettant aux fleurs et jeunes fruits de survivre lors d'un dessèchement temporaire du substratum. Cependant, de telles périodes semblent improbables dans l'aire géographique de *C. muelleri*. D'après ASTON (1973), cette Callitriche croît sur sol humide, dans des endroits subissant des inondations temporaires et parfois dans l'eau peu profonde. Les échantillons, récoltés par MACKEE dans 3 localités de Nouvelle-Calédonie, se trouvent dans des conditions comparables : les plantes, rampantes, vivent sur boue humide au bord des ruisseaux ombragés ; elles devraient être toute l'année dans des conditions très humides mais submergées seulement épisodiquement (MACKEE, communication par lettre).

III. FLEURS ET POLLINISATION

Stigmates

Les quatre espèces montrent des stigmates épais, de longueur réduite, munis de papilles volumineuses ; après la pollinisation, ils ne s'allongent pas ou s'allongent peu. Ceux de *C. cycloptera* et de *C. sonderi*, les plus longs, peuvent atteindre ca. 400 μm , ceux de *C. capricorni* mesurent seulement 200-220 μm . Ces derniers sont, avec ceux de *C. muelleri*, les plus courts de toutes les Callitriches étudiées par nous jusqu'à ce jour.

Exceptées ces espèces, on trouve, parmi les Callitriches terrestres quelques autres représentants ayant des stigmates d'assez faible longueur (notamment *C. japonica* : 500 μm) mais aussi des espèces à stigmates filiformes (*C. brachycarpa*, *C. deflexa*). Le dernier type de stigmates est le plus fréquent dans le genre et nous semble le plus ancien ; ils peuvent atteindre une longueur importante (jusqu'à plusieurs mm) et prendre des orientations très diverses (SCHOTSMAN, 1982). Ce fut COLENZO (1888) qui, le premier, a bien observé la différence entre les stigmates filiformes (chez « *C. verna* ») et les stigmates courts et épais de *C. muelleri*.

Anthères

Les anthères de *C. capricorni*, *C. muelleri* et *C. sonderi* montrent, à quelques petites différences près, des caractères semblables : trilobées, triloculaires, à lobe supérieur voûté en casque, à lobes inférieurs bombés, bivalves ; s'ouvrant sur l'avant et à columelle fortement réduite (*C. sonderi*) ou quasi absente, elles sont, après la libération du pollen, béantes, à valves bien écartées.

Nous ignorons si ces anthères possèdent trois loges dès l'origine ou si, à un stade très jeune, une fusion s'effectue entre les deux loges adaxiales.

L'anthère de *C. cycloptera* est, contrairement à celles des espèces précédentes, légèrement réniforme et quadriloculaire ; la fente se trouve dans le plan de l'axe du filet et passe par le sommet. Cependant, l'anthère ne possède pas de columelle et les valves s'écartent largement.

En étudiant les anthères de plusieurs autres espèces du genre, nous avons constaté qu'elles sont plus ou moins fortement réniformes ou parfois cordiformes, possédant une columelle à laquelle s'attachent les 2 valves. Cette columelle peut présenter différentes formes et dimensions mais elle ne fait jamais défaut. La fente d'ouverture se situe dans un plan transversal par rapport à l'axe de la tige et à peu près dans l'axe du filet (si celui-ci est dressé) ; elle suit le pourtour en passant à peu près par le sommet.

D'après HEGELMAIER (1864), l'anthère des Callitriches possède, à l'origine, quatre loculi. L'auteur mentionne notamment « *C. autumnalis* » et des « *Eucallitriche* ». Cette observation vaut certainement pour un grand nombre d'espèces, comme nous avons pu le constater sur de jeunes anthères de *C. obtusangula*, *C. stagnalis*, *C. platycarpa*, *C. hamulata*, *C. bolusii*, *C. japonica*, ... Il semble bien que l'anthère ca. réniforme, quadriloculaire et pourvue d'une columelle, est le modèle le plus fréquent dans le genre ; il pourrait être le plus ancien.

La comparaison des anthères trilobées avec ce modèle montre que celles-ci en diffèrent considérablement ; par la réduction de la columelle et du nombre de loges, le développement remarquable de la partie adaxiale ainsi que par la position de la fente, elles nous semblent les plus évoluées.

Quant à l'anthère de *C. cycloptera*, elle est, par sa forme, par la position de la fente de déhiscence et par le nombre de ses loculi, assez proche du modèle fréquent, mentionné ci-dessus. Cependant, elle a aussi des caractères en commun avec les anthères trilobées et son épaisseur est importante. On peut la considérer comme un modèle intermédiaire. Cette espèce offre donc un intérêt particulier.

Notons encore que l'ouverture béante nous paraît due à la réduction de la columelle : les valves, n'étant pas attachées à un tel organe, peuvent s'écarter davantage.

Pollinisation

Comme nous l'avons vu dans les descriptions, les complexes floraux de *C. muelleri*, *C. sonderi* et *C. capricorni* sont de petites dimensions et très compacts : l'ovaire et le filet, les stigmates et l'anthère constituent un ensemble serré, occupant un espace extrêmement réduit, à peu près sans interstices. Le contact qui s'établit entre les stigmates et le pollen au moment de la déhiscence, est le résultat de la coopération entre l'étamine et les deux stigmates. Lors du développement floral, on peut distinguer trois orientations différentes qui

s'associent : celle du filet se courbant légèrement vers l'avant ; celle des stigmates s'allongeant vers le haut et vers l'arrière, tout en restant appliqués sur l'anthère ; celle de la fente d'ouverture, s'inclinant du haut vers l'avant de l'anthère, à la rencontre des stigmates.

Il nous paraît probable que l'écartement des valves et la libération complète du pollen ne s'effectuent pas très rapidement : on trouve, au moins chez *C. muelleri*, plusieurs stades successifs d'ouverture, allant des anthères entr'ouvertes contenant une masse importante de pollen jusqu'aux anthères vidées, à valve supérieure dressée.

Des grains de pollen germés ont été seulement observés sur les stigmates et non pas dans les anthères. Ce fait laisse supposer que, au moins sur le matériel examiné, la présentation du pollen ainsi que la pollinisation sont aériennes. Cependant, la pollinisation à un autre niveau n'est pas tout à fait à exclure.

La longueur réduite des stigmates et la petite dimension de l'ovaire ont pour conséquence que le trajet suivi par les tubes polliniques est très court, ce qui peut assurer une fécondation rapide.

Chez *C. cycloptera*, l'étamine n'est pas étroitement appliquée contre l'ovaire. De plus, la courbure en arrière des stigmates semble moins stricte ; on trouve aussi des stigmates dressés et parfois assez rapprochés. Rappelons-nous que la fente d'ouverture montre la même position que celle d'autres anthères quadriloculaires.

D'après ce que nous avons pu constater sur les quelques fleurs dont nous disposons, c'est surtout l'étamine qui, en se courbant, établit le contact. En raison d'une légère courbure du filet, la fente se trouve, lors de la déhiscence, derrière la partie supérieure des stigmates. On voit donc que, malgré les différences importantes entre les fleurs de *C. cycloptera* et celles des trois autres espèces, l'ultime position des fentes par rapport aux stigmates montre quelques ressemblances. Les deux mécanismes de pollinisation conduisent à la géitonogamie « obligatoire ». Chez les quatre espèces, le transport du pollen aux stigmates est pratiquement nul.

IV. RENDEMENT

Comme toutes les Callitriches à pollinisation par contact, et donc à géitonogamie « obligatoire », *C. muelleri* et *C. sonderi* montrent un pourcentage élevé de méricarpes développés (respectivement 83,3 et 86,3). Ces résultats correspondent à peu près à ceux obtenus chez *C. lenisulca* et *C. lusitanica* (SCHOTSMAN, 1982), mais restent donc en-dessous des valeurs calculées sur *C. regis-jubae* (forme terrestre), *C. hamulata* et *C. brutia* (respectivement 91,4, 94,0 et 90,0). Bien que les comptages de méricarpes sur des plantes séchées ne soient pas tout à fait comparables à ceux effectués sur des plantes vivantes (ils sont probablement sous-estimés), ces résultats sont inattendus : de tous les mécanismes étudiés, celui de *C. muelleri*, *C. sonderi* et *C. capricorni* nous paraît le seul qui ne laisse pas de place à un contact échoué entre l'anthère et les stigmates. Ceci vaut, bien entendu, pour des fleurs normalement développées.

Or, chez *C. muelleri*, nous avons constaté l'absence accidentelle de l'étamine et, parfois, la présence de fleurs anormales. Sur l'échantillon « Myall R., Bulladelah. 1924. » (MEL) notamment, certains complexes floraux comprennent 2 ou 3 étamines soudées et une fleur femelle sans faisceau. De telles anomalies peuvent être l'une des causes d'une diminu-

tion du rendement. Par ailleurs, d'après COLENZO (1888), ASTON (1973) et MACKEE (1985, comm. par lettre), *C. muelleri* se trouve parfois dans l'eau et une telle immersion en période de floraison pourrait nuire au développement floral et au fonctionnement du pollen. Certaines Callitriches à pollinisation aérienne (SCHOTSMAN, 1982) possèdent du pollen germant au contact de l'eau (à l'état flottant ou immergé), mais nous ignorons pour le moment si c'est le cas chez *C. muelleri*.

V. PHÉNOMÈNES DE RÉDUCTION

Les fleurs de tous les représentants du genre montrent déjà d'importantes réductions : la fleur ♂ comprend seulement une étamine, la fleur ♀ un ovaire surmonté de 2 stigmates ; elles ne possèdent pas de péricarpe.

Chez les espèces traitées ici, d'autres phénomènes de réduction affectent les parties florales : réduction de la longueur des stigmates et de la dimension des anthères (les quatre espèces) ; diminution du nombre de loges dans les anthères (*C. muelleri*, *C. sonderi*, *C. capricorni*) ; forte réduction de la columelle (*C. sonderi*), jusqu'à sa quasi disparition (*C. cycloptera*, *C. muelleri*, *C. capricorni*) ; réduction totale de la distance entre fleur ♀ et étamine, entre stigmates et anthère, dès les jeunes stades (*C. muelleri*, *C. sonderi*, *C. capricorni*). On peut y ajouter la réduction du nombre de grains de pollen. Chez toutes les espèces à pollinisation par contact, ce nombre est réduit (SCHOTSMAN, 1982), mais ne descend pas en dessous de 400-500 grains par anthère (rapport pollen/ovule 100-125). Chez *C. muelleri* et *C. sonderi*, ce nombre est encore moins élevé : respectivement 200 et 100 par anthère (rapport pollen/ovule 50 et 25).

Chez certaines espèces répandues dans l'hémisphère Nord, nous avons constaté d'autres réductions, notamment relatives à l'endothécium et à l'enveloppe du pollen (espèces hyp-hydrophiles, SCHOTSMAN, 1982), mais aussi aux tissus foliaires (espèces submergées ; *C. lusitanica* : forme submergée).

Les phénomènes de réduction semblent donc assez fréquents dans le genre *Callitriche* ; ils affectent surtout les parties reproductrices mais peuvent se manifester aussi dans les parties végétatives.

VI. REMARQUES GÉOGRAPHIQUES

Parmi les trois espèces à anthères trilobées, *C. muelleri* occupe l'aire la plus étendue ; elle comprend la bordure orientale de l'Australie entre Atherton (Queensland) et le point le plus méridional du continent (Victoria), Nouvelle-Zélande, Nouvelle-Calédonie et les Iles Kermadec.

C. sonderi est une endémique du SE de l'Australie ; les localités se trouvent surtout à l'intérieur du pays (South Australia oriental, Victoria, New South Wales, Queensland méridional).

C. capricorni, aussi une endémique, est connu de quelques localités près de Brisbane (Queensland).

Quant à *C. cycloptera*, son aire, située dans la partie SE de la Papoua-Nouvelle-Guinée, comprend seulement 2 localités.

CONCLUSIONS

Plusieurs caractères floraux des quatre espèces océaniques étudiées n'avaient jamais été observés dans le genre *Callitriche*. Parmi ceux-ci, quelques aspects remarquables méritent d'être soulignés.

Chez *C. muelleri*, *C. sonderi* et *C. capricorni* :

- la modification morphologique de l'anthère qui se produit lors de son développement ;
- l'inclinaison progressive de la fente de déhiscence qui en est la conséquence ;
- le nombre réduit de loges, d'où la forme trilobée de l'anthère, confirmant l'observation faite par COLENZO (1888) sur *C. muelleri* ;
- la forte réduction de la columelle, jusqu'à sa quasi disparition ;
- l'écartement important des 2 valves, dû probablement au caractère exceptionnel cité ci-dessus ;
- l'application étroite de l'étamine et de la fleur ♀ l'une contre l'autre, de sorte que le contact entre l'anthère et les 2 stigmates s'établit dès les jeunes stades du développement floral, réduisant ainsi totalement la distance entre ces organes ;
- la position inhabituelle de la fente d'ouverture de l'anthère par rapport aux stigmates, conduisant à la pollinisation par contact ;
- la morphologie des stigmates de *C. capricorni*.

Chez *C. cycloptera* :

- la réduction quasi totale de la columelle ;
- l'écartement très large des valves ;
- l'ouverture de l'anthère derrière les 2 stigmates, conduisant à la pollinisation par contact.

Bien que les caractères floraux et les mécanismes de pollinisation par contact chez *C. muelleri*, *C. sonderi* et *C. capricorni* soient très semblables, nos observations ont aussi montré que leurs fleurs présentent de petites différences bien marquées. A celles-ci s'ajoutent d'autres différences, décrites par divers auteurs (HEGELMAIER, MASON, ASTON) : morphologiques (fruits, feuilles) et géographiques ; de plus, les 3 espèces se distinguent par l'anatomie de leurs fruits (SCHOTSMAN, étude inédite). Il s'agit donc d'espèces bien distinctes.

En l'état actuel de nos connaissances, *C. cycloptera* est la seule *Callitriche* ayant quelques caractères floraux en commun avec les espèces précédentes. Cependant, certains caractères de l'anthère se rapprochent du modèle qui nous paraît le plus fréquent dans le genre.

Sur le matériel examiné, la présentation du pollen et la pollinisation sont aériennes chez les 4 espèces. Cependant, la possibilité de la pollinisation à un autre niveau, n'est pas tout à fait à exclure.

Les modes de pollinisation traités ici, conduisent, comme toute pollinisation effectuée par contact, à la géitonogamie « obligatoire » (au point de vue génétique équivalente à l'autogamie).

Les résultats de nos deux études sur la biologie florale mettent en évidence la diversité de ces mécanismes spécialisés et soulignent, encore une fois, la forte tendance à l'auto-pollinisation qui règne dans le genre *Callitriche*.

REMERCIEMENTS : Nous remercions vivement : M^{lle} M. CHALOPIN qui a effectué avec beaucoup de soin les préparations des fleurs ; M. H. S. MACKEE pour les précisions données sur les localités de la Nouvelle-Calédonie.

BIBLIOGRAPHIE

- ALLAN, H. H., 1961. — *Flora of New Zealand*, vol. I, Wellington.
- ASTON, H. I., 1973. — *Callitrichaceae. Aquatic Plants of Australia*, Melbourne Univ. Press : 49-60.
- CHEESEMAN, T. F., 1906. — *Manual of the New Zealand Flora*, Ed. I, Wellington.
- COLENZO, W., 1888. — On new Phaenogamic plants of New Zealand. *Trans. Proc. N. Z. Inst.* 20 : 188-211.
- EICHLER, A. W., 1878. — *Blüthendiagramme*, Theil 2. Nachdruck 1954, Koeltz, Eppenhain.
- FASSETT, N. C., 1951. — *Callitriche* in the New World. *Rhodora* 53 : 137-155.
- HEGELMAIER, F., 1864. — *Monographie der Gattung Callitriche*, Stuttgart.
- HEGELMAIER, F., 1867. — Zur Systematik von *Callitriche*. *Verh. Bot. Ver. Prov. Brandenburg* 9 : 1-41.
- MASON, R., 1959. — *Callitriche* in New Zealand and Australia. *Austral. J. Bot.* 7 : 295-327.
- MOAR, N. T., 1960. — Studies in Pollen morphology. The pollen of the New Zealand and of two Australian species of *Callitriche* L. *New Zealand J. Sci.* 3 : 415-421.
- OLIVER, R. B., 1910. — The vegetation of the Kermadec Islands. *Trans. Proc. N. Z. Inst.* 42 : 118-175.
- ORCHARD, A. E., 1980. — *Callitriche* (Callitrichaceae) in South Australia. *J. Adelaide Bot. Gard.* 2 : 191-194.
- SCHOTSMAN, H. D., 1967. — *Les Callitriches — Espèces de France et Taxa nouveaux d'Europe*. In JOVET, P., *Flore de France*, vol. I, Paris.
- SCHOTSMAN, H. D., 1982. — Biologie florale des *Callitriche* : étude sur quelques espèces d'Espagne méridionale. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4^e sér., 4, section B, *Adansonia*, n° 3-4 : 111-160.
- SCHOTSMAN, H. D., 1985. — Une nouvelle espèce de *Callitriche* (Callitrichaceae) de Papoua-Nouvelle-Guinée : *C. cycloptera* Schotsm. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4^e sér., 7, section B, *Adansonia*, n° 2 : 115-121.
- SCHOTSMAN, H. D. & ANDREAS, Ch. H., 1974. — *Callitriche lenisulca* Clav., espèce méconnue. *Bull. Cent. Étud. Rech. sci., Biarritz* 10 : 285-317.
- SONDER, O. W., 1856. — *Plantae Muellerianae*. *Linnaea* 28 : 203-234.

